西　田　誠*: ミズワラビの鱗片とその系統学的意義**

Makoto NISHIDA*: On the scales of *Ceratopteris thalictroides* and its bearing to phylogeny**

緒　言　ミズワラビはシダ類の中では形態的にも，生態的にも特異な特徴をもっているにも拘らず，その系統を論ずるに足る充分なデータはまだ出されていない。系統を論ずるに当っては Ford (1902), Bower (1928), Howe (1931) 等の少数の解剖学的研究，Kny (1875), 矢部および保井 (1913) の生活史の研究，Mahabale (1948) の前葉体の研究，および Ninann (1956) の染色体数の研究等がとりあげられるにすぎないであろう。私はミズワラビの胚発生学的，および組織発生学的研究を数年間つづけて来たが，前葉体を培養して幼胚形成を観察し，さらに幼造胞体が芽ばえてくるのを観察しているうちに，葉の基部に1対の鱗片がはえることに気付いた。これに似た鱗片は成体では葉柄基部に多数はえているが，幼体では規則正しく1対，しかも，あたかも双子葉植物における托葉のように，葉の原基が生ずる時に生じ，成葉を抱いている。この鱗片の起源を発生的に追究して，その発達過程を観察した結果を報告したい。

ミズワラビの鱗片については Ford (1902) が“たくさんの鱗片 (ramenta) が未熟な葉や茎をおおい，その鱗片は1細胞層であり，細胞の輪郭ははげしい凹凸がある”と報告しているのが最初である*。次いで矢部・保井 (1913) は葉上に生ずる不定芽の観察において，不定芽が葉脈の末端に生じ，数枚の鱗片でおおわれていることを報告している。その他いくつかのミズワラビの形態および解剖学的報告があるが，何れも鱗片についての記載は見られず，ただ Bower (1928) が葉の基部の“axis”上に鱗片があることを記載しているにすぎない。鱗片の発生経過やその位置についての報告はまだなされていないようである。

観　察　1. 成体　ミズワラビの成体を秋 10—11 月頃採集してしらべてみると，短く直立した根茎から多数の裸葉と実葉を束生しているが，それらの葉の基部に多数の汚褐色の膜質の鱗片がついているのが見られる。しかしそのつき方は，無規則のように見えるが，よく見ると，多少のずれはあるが大体2列に並んでいるようである。葉柄が主軸 (根茎) から派生する分岐点には葉柄をはさんで1対の鱗片の痕跡が，わずかに1

---

* 千葉大学文理学部植物学教室. Botanical Laboratory, Chiba University, Konakadai, Chiba.

** 千葉大学系統植物学研究室業績. Contributions from the Laboratory of Phylogenetic Botany, Chiba University, no. 4.

* 私は Kny (1875) の有名な発生学的研究の原著を，どうしても見ることが出来なかったので，その中で彼女が鱗片の発生を観察しているか否かをたしかめることが出来なかった。

筋の線になって残っているのが認められる (Fig. 1)。主軸の頂端に近い比較的新らしく出た葉（これはたいてい実葉である場合が多い）の基部では，はっきりと鱗片が残っているのが見られることもある。この1対の鱗片は，あたかも，双子葉植物の托葉のように，葉柄基部と主軸を抱いている。

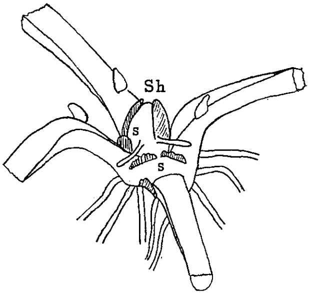


Fig. 1. An apcx of rhizome of matured plant. Sh. shoot apex, S. scale.

2. 幼体　素焼きの小型の植木鉢にミズゴケをつめてその上で前葉体を培養していると，やがて自然に受精が行われ，幼植物が芽ばえてくる。このはじめの 5—7 葉はヘラ型の小さい単葉であるが，次の 6—8 番目の葉になると裂片状に裂けてくる。天然下のミズワラビは根茎が短く，直立して，葉は束生するが，ミズゴケ上に培養したものは，貧栄養のためらしく，主軸が長く伸びて立ち，葉と葉の間隔がひらいて，葉は互生し，一見して双子葉植物の芽ばえのような外観を呈する。細い葉柄の基部，すなわち葉柄と主軸との分岐部には1対の鱗片があり，その他の部位には鱗片は見られない (Fig. 2)。この葉の分岐部を連続横断切片にして観察すると Fig. 3 のようになる。すなわち，或る葉の分岐部の主軸の下の方から連続切片にしてみると，根の少し上方で，主軸の維管束は葉跡を分枝し (Fig. 3, c)，一方，葉跡が分枝する少し前に（下側で）すでに鱗片は形成されており (Fig. 3, a—b)，葉跡が分枝する時には明かに葉の組織の延長として主軸を抱いている (Fig. 3, c—d)。次の葉はほぼ 2/5 の葉序でもって，したがって約 140° の開度をもって次の葉が形成され，前と同様な経過をたどって基部に主軸を抱くような鱗片を生ずる (Fig. 3, h—l)。

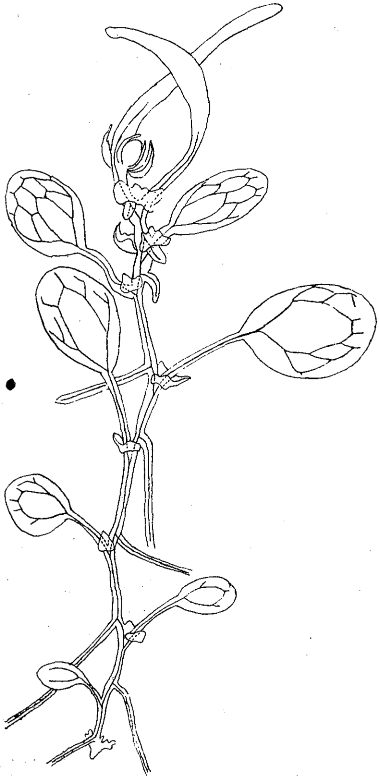


Fig. 2. A juvenile plant cultured on bog mosses.

かくして，主軸の頂端の連続横断切片を作って観察すれば，葉序や鱗片の発生様式

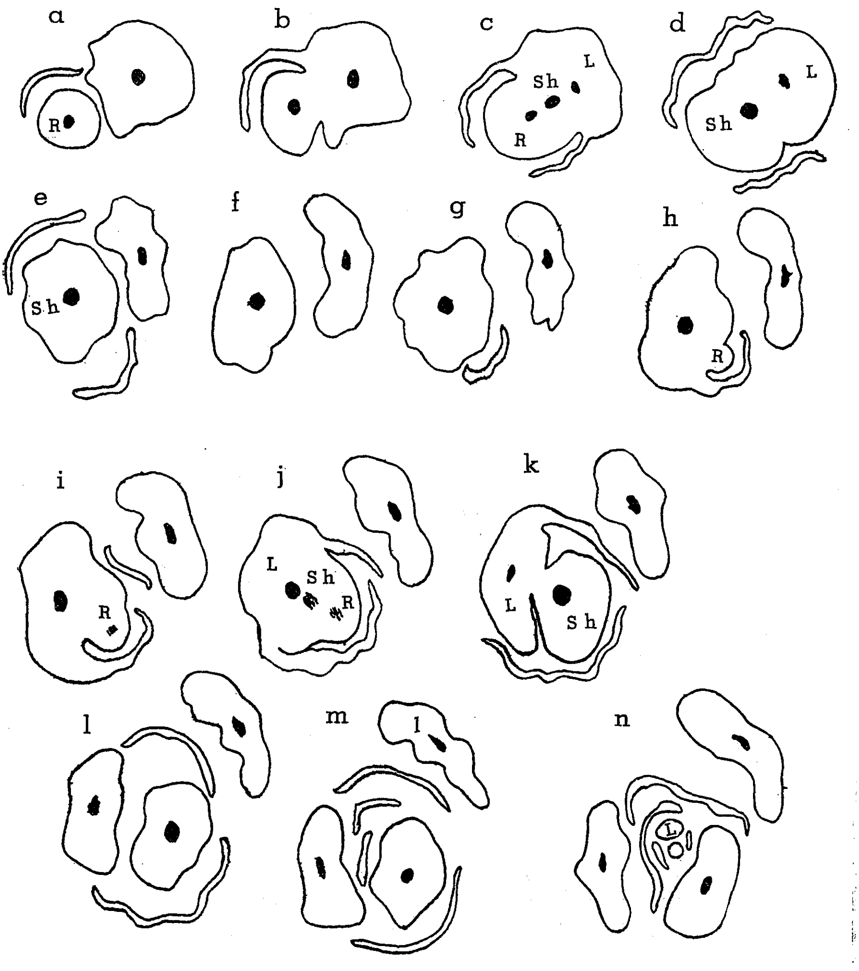


Fig. 3. Serial transverse sections of some nodal parts of a juvenile plant.
L. leaf. R. root. Sh. shoot.

を明かにすることが出来る (Fig. 4, 5)。Fig. 4, f-g は n+8 番目の葉が主軸から分枝しようとしているところであるが，分岐部の両側に鱗片がすでに形成されている。Fig. 5, c では主軸の方に 1 個の大型の表皮系の細胞が見られるが，これは n+2 番目の葉が見かけ上は未だ分化していないが，すでに表皮細胞の 1 個が大型化して，鱗片の原基 (initial (I)) になっている状態である。

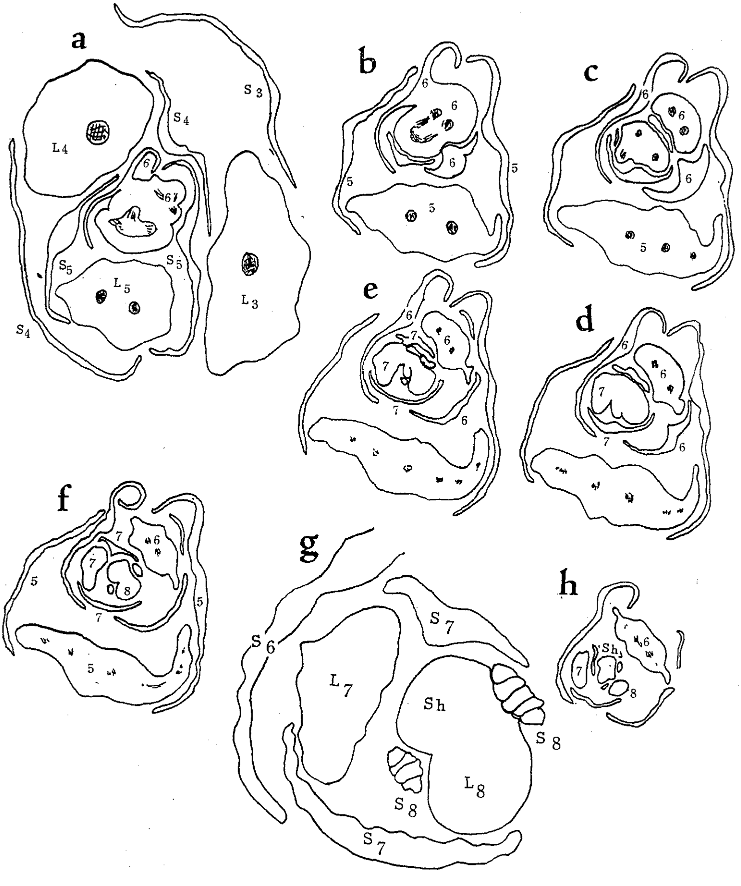


Fig. 4. Serial transverse sections of shoot apex of a juvenile plant. L. leaf. S. scale. Sh. shoot. Numbers right below L or S show deveolpmental order of leaves or scales, namely L$_3$ means the n+3rd leaf and S$_3$ means the scale which developed on L$_3$. 5 and 6 are abbreviations of L$_5$ and L$_6$ or S$_5$ and S$_6$ respectively and so on. Fig. g is magnified one of Fig. f.

主軸の頂端部の通心縦断切片を観察すると鱗片が若い未発達の葉と主軸の生長点をおおっている状態がよくわかる (Fig. 6, 7)。Fig. 6 の S$_1$ は n+1 番目の葉の鱗片であり，n+1 番目の葉はこの断面にはあらわれていない。それは主軸 Sh の基部でこの断面の手前の方に分岐しているからである。そして n+1 番目の葉の鱗片 S$_1$ に包まれて n+2 番目の葉 L$_2$ が発達し，その鱗片 S$_2$ に抱かれて主軸 Sh がある。さらに主軸も今や n+3 番目の葉を分化させつつあり (図にはあらわれていない)，すでにその鱗片

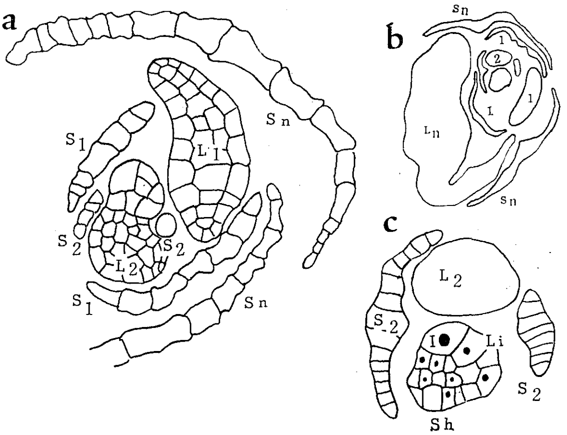


Fig. 5. The another transverse sections of shoot apex of juvenile plants. Fig. c is magnified one of the b. L_n means n-th leaf, and S_n means the scale on L_n. 1 and 2 means n+1 and n+2 respectively. L_i: primordial leaf, I: initial cell of scale.

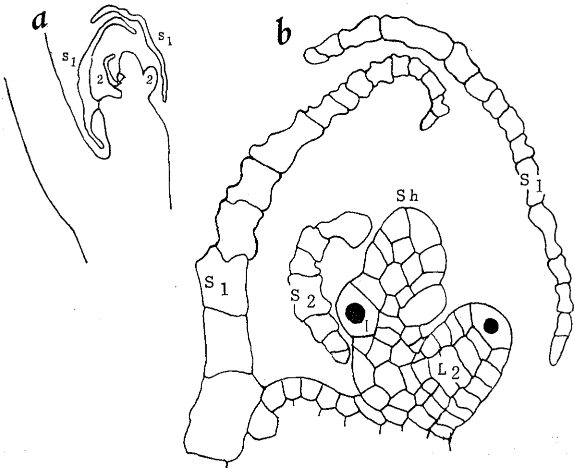


Fig. 6. Median longitudinal sections of a shoot apex. Fig. b is magnified one of a part of a. S_1 and S_2 mean the scales which grew on the leaves L_1 and L_2 respectively. L_1 is unseen in these sections. I: initial cell of the scale S_3.

の原基 I が主軸と葉の分岐点附近の表皮系細胞の大型化したものとして識別することが出来る。Fig. 7 も同様で主軸 Sh から分出した n 番目の葉 L_n の鱗片が S_n であり，n+1 番目の葉 L_1 の鱗片が S_1 で，以下同様にして，a では S_2 と S_3，b では S_2 までが

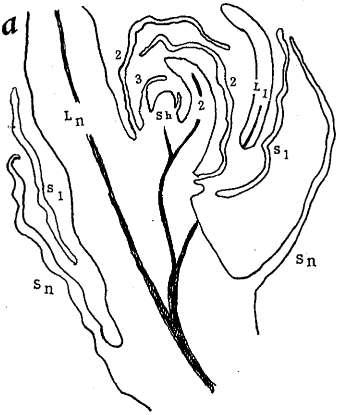


Fig. 7. Another median longitudinal sections of shoot apexes. L_n. n-th leaf. L_1. n+1st leaf and so on. S_n. the scale on L_n, S_1. the scale on L_1, and so on.

見られる。そして a では L_3, b では L_2 がそれぞれ図にあらわれていない。かくして主軸の頂端部はたいてい 2 対の鱗片で，時には 3 対の鱗片で完全におおわれている。Fig. 7 では維管束の走行が模式的に画かれている。

上述のようにこのミズワラビの鱗片は，葉が主軸から，組織的に識別される以前に，将来葉となるべき部分の両側の表皮細胞の 1 個が，それぞれ原基となってふくらみ，葉の原基 primordium が識別される時には，葉と主軸の頂端を完全におおって，保護し，葉が成長すると葉柄の基部に主軸を抱くようにして残るのである。前にも述べたように幼植物では 1 対の鱗片しか生じないが，大型の成体ではその他に多数の鱗片が生ずるので (Fig. 1)，成体では多数の鱗片が頂端部をおおっている。幼体では葉序はほぼ 2/5 なので，頂端部の縦断切片では，全ての葉が同一平面上にあらわれることはないが，概念的な模式図を画くと Fig. 7 のようになり，頂端部はやはり数枚の鱗片でおおわれているように見える。葉柄基部の 1 対の鱗片も，成体に見られる葉柄上の多数の鱗片も，すべて 1 層の細胞からなる膜質の鱗片であり，細胞は凹凸のはげしい不規則な形をしている。組織的には両者とも全く同質のものであると思われる。

3. 胚　受精卵が分割して幼胚がつくられ，葉・茎・根・足が分化して行く過程を充分に観察してはいないが，しかし第一葉が形成される際に鱗片は作られないようである。伸長した第一葉の基部には何等の痕跡もみとめられないし，またカリプトラの中のかなり発達した胚においても鱗片らしい構造体の形成は全く見られなかった (Pl. III, b)。鱗片があらわれるのは第二葉の形成の時からである。

論　議　シダ植物の中では，このように規則正しく配列し，あたかも双子葉植物の托葉のように葉柄基部と主軸を抱くような鱗片は，ほかには見当らない。鱗片の中にもこ

のような托葉的な排列をするものがあるということはシダ類の鱗片の系統的起源を考察する上に重要な意義をもつものと思われる。

前川教授 (1950) は植物の葉を系統的な観点から類型化するこゝろみとして類葉(leaf class)*と葉態 (leaf phase)* の設定を提唱した。それにしたがえば，シダ類の葉は二叉分枝の一方の枝であると見なされるものがあるので，G 類葉 (G class leaf)* であるという。また同教授は正式に発表されていないが，シダ類の鱗片は S 類葉 (S class leaf) とお考えのようである。シダの表皮系の附属器官である鱗片を葉的なものと考えるのは，一見して唐突のようであるが，しかし真のうシダ類の托葉的附属器官や，ミズワラビに見られるこのような鱗片を系統解剖学的に見ると，かならずしも無理な類型化ではない。

リュウビンタイ目の植物には葉柄基部に顕著な托葉状の附属器官があり，多肉質で内部には維管束が発達していて，これを細断して湿地に放置すれば，不定芽を出して新個体をつくるほどである。ハナヤスリ目のミヤコジマハナワラビにはリュウビンタイ程顕著ではないが，しかしよく発達した托葉状附属器官が見られる。しかしこの内部には維管束の分化は見られない。もっと退化した托葉状附属器官はナツノハナワラビ属に，さらに痕跡的にはオーハナワラビ属，ヒメハナワラビ属にも見られる。これら真のうシダ類の多肉質の托葉状附属器官とほぼ相同な器官としてミズワラビの托葉状鱗片を考えることが出来はしないか。一つの選ばれた形質についての系統，すなわち Zimmermann (1947) のいわゆる "Merkmalsphylogenie" として，多肉質で維管束の発達したものから，次第にうすくなり，維管束の分化がなくなり，ついには 1 層の表皮系の附属器官になってしまったというような退化の系列を考えると，リュウビンタイ——ミヤコジマハナワラビ——ナツノハナワラビ——ミズワラビという系列が考えられる。私はリュウビンタイやミヤコジマハナワラビの托葉状附属器官の発生を観察していないが，Gwyne-Vaugham や Sachs (何れも Bower (1928) より引用) の図を見ると，肉眼的にはミズワラビの鱗片の発生とよく似ている。そしてリュウビンタイ目においても，托葉状附属器官は芽生えの第一葉にはなく，時には第二葉にも見られないことがあるという。

また，ミズワラビの成体の葉柄基部にはえる鱗片はすべて，全く 1 層の細胞からなるが，この托葉的な鱗片は時には基部で 2 層になることがあり (Pl. Ⅲ, A)，その断面はミヤコジマハナワラビの托葉状附属器官のそれと非常によく似ており，葉柄の基本組織部 (茎の皮層に相当する部分) から漸次移行して鱗片になっている。このような構造もまたミズワラビの鱗片の Merkmalsphylogenie をリュウビンタイ目やハナヤスリ目のそれと関係づけることが出来る証拠である。

前川教授 (1947) は維管束系の二叉分枝性をとりあげてイチョウとハナヤスリ目植物との類縁性を論じ，さらにイチョウの尋常葉は類葉と葉態から類型すると (Ssc Gla

---

* これらの術語の定義や，概念を理解するためには，本誌 25 巻 97—102 頁 (1950) を一読する必要がある。

Ssc)* であらわされ，Ssc (鱗片葉態をもった S 類葉)* は葉柄と葉身の附着部附近の両側にうすい膜となって残っているものをさすと説明している。またハナワラビについては裸葉と実葉の2葉態をもった G 類葉* として [Gsp+Gla] と表示しているが，しかし S 類葉と思われる托葉状附属器官があるのであるから，これは [Sst Gsp+Gla Sst] として表示されなければならないであろう。このような托葉状附属器官はまたゼンマイ科やキジノオシダ科にも退化した型が見られる。

またミズワラビ属の記載に "根茎に少数の鱗片がある" と記載してあるが，根茎上には鱗片は全く見られず，葉柄基部の托葉状の鱗片が見かけ上，根茎上にはえているように見えるにすぎない。ミズワラビの根茎は "裸" である。

ミズワラビの系統については古来解剖学的観点からいろいろといわれているが，大体においてフサシダ科から由来し *Gymnogrammoids* に近縁のものであると一般に考えられている。しかし一方最近 Ninann (1956) が染色体の形態と数の上から，ゼンマイ科やリュウビンタイ科に近いといっているのは注目に価する。この問題については，次報でくわしく論ずることにする。

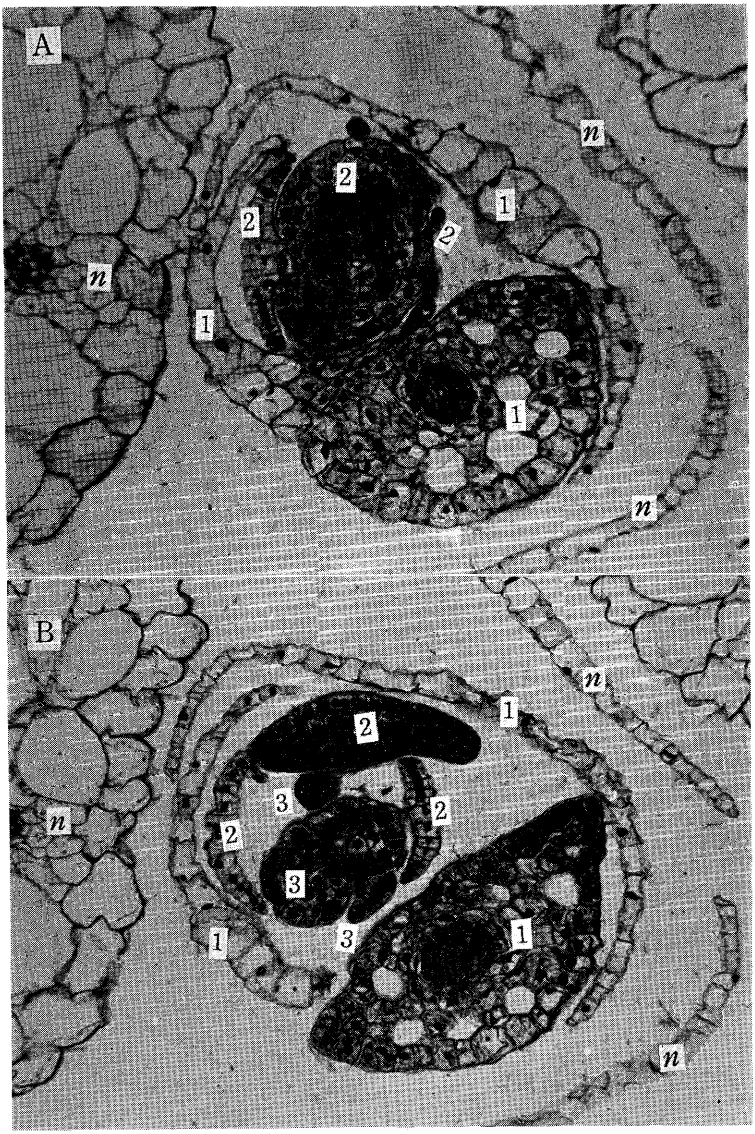
Résumé

I have observed developmental pattern and morphology of the scales which grew on the bases of leaves and covered the shoot apices of juvenile plants of *Ceratopteris thalictroides*. These scales, though their general structures are nearly equal to those of other ferns, sometimes consist of two layered cells at the basal parts. Moreover their developmental pattern and their stipular situation resemble closely those of the stipular appendages of Marattiales and Ophioglossales. I would like to suggest that the "Merkmalsphylogenie" of the scales on *Ceratopteris* would have some connections with those of stipular appendages of Marattiales and Ophioglossales. Thus the scales of the ferns would originate in **S class leaf**, a type of phylogenetic conceptions of the leaves which were proposed by Prof. F. Maekawa (1950).

Although many authors have described in the definition of the genus *Ceratopteris* that the rhizome bears a few small fuscous scales, the scales never grow on the rhizome but on the basal parts of the petioles.

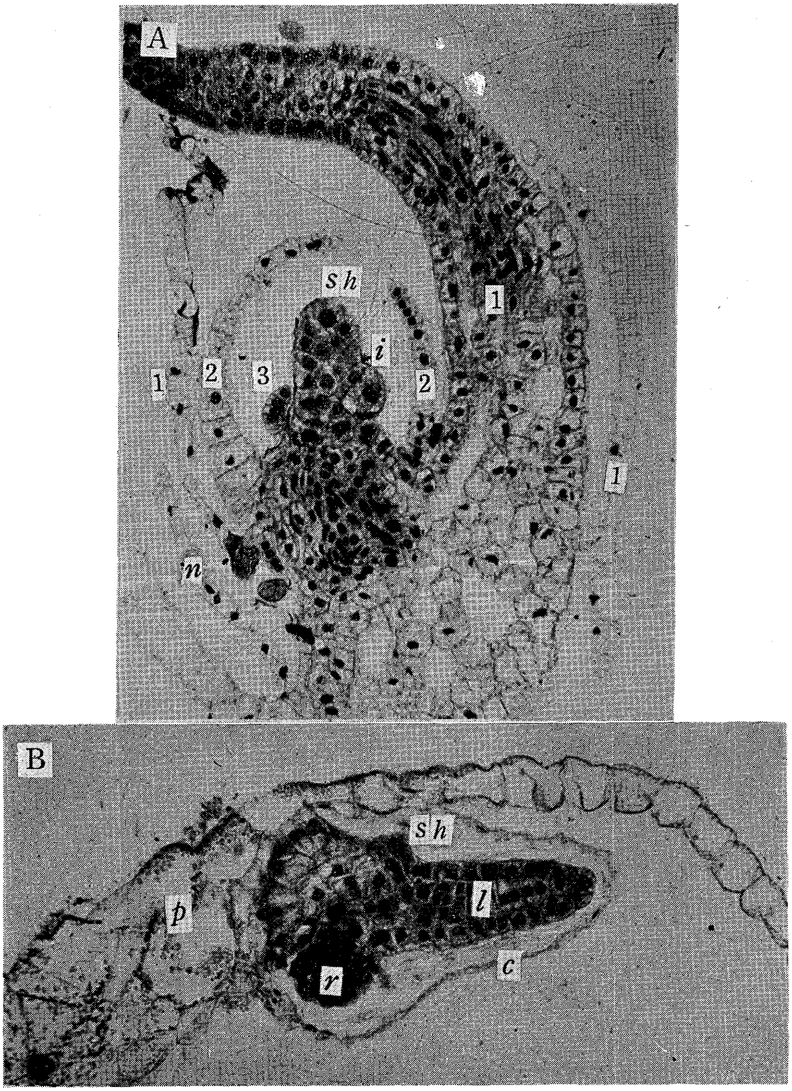
Literatures

Bower, F.O. 1928: The Ferns vol. **3,** London. Ford, S.O. 1902: Ann. of Bot. **16**: 95—121. Howe, M.D.: 1931: Bot. Gaz. **92.** 326—329. Mahabale, T.S. 1948: Bot. Gaz **109**: 349—354. Maekawa, F. 1947: Journ. Jap. Bot. **22**: 119—124. ———— 1950: ib. **25**: 97—102. Ninann, C.A. 1956: Journ. of Indian Bot. Soc. 251—256. Yabe, K. and Yasui, K. 1913: Bot Mag. Tokyo **27**: 233—244.



Transverse sections of shootapex of a juvenile plant. n, 1, 2 and 3 means L_n or S_n, L_1 or S_1, L_2 or S_2 and L_3 or S_3 respectively. Basal part of the scale S_1 (1) consists of two layered cells (in A).

M. NISHIDA : Scales of *Ceratopteris*



A. Median longitudinal sections of shoot apex. B. Remarkably developed embryo. i: initial cell of the scale S_3 (3). c: calyptra. l: leaf. p: prothallium. r: root. sh: shoot apex.

M. Nishida: Scales of *Ceratopteris*